УДК 599.323.4

И. В. Загороднюк

ТАКСОНОМИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛЕВОК РОДА TERRICOLA ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Восточноевропейские кустарниковые полевки, традиционно рассматриваемые отечественными териологами как *Microtus (Pitymys) subterraneus* — одна из наиболее слабо «разработанных» групп, несомненно состоящая из более чем одного вида (Емельянов и др., 1987). За исключением Карпат, численность кустарниковых полевок на востоке их распространения крайне низка и число посвященных им публикаций соответственно невелико. До сих пор решены лишь в общих чертах вопросы распространения, кариологической и морфологической изменчивости. Столь же приблизительны знания и в определении таксономического статуса и систематических взаимоотношений ряда восточноевропейских форм *Terricola*. На уровне наших знаний о них сказываются, как показал опыт, и проблемы их диагностики: на практике *subterraneus* s. l. нередко определяют как *Microtus arvalis*. Между тем отличия кустарниковых полевок от обыкновенных (образ жизни, мех, глаза, mammae, пропорции черепа, коренные зубы) настолько существенны, что: (1) — в плане диагностики — «лучше один раз увидеть...», (2) — в плане систематики — для достижения одномасштабной системы арвиколин следует признать их родовую обособленность от *Microtus* s. str., равно как и от типичных неарктических *Pitymys*.

Основные результаты данной работы были представлены на VII Всесоюзном совещании по грызунам (Загороднюк, 1988а).

Материал и методика. Изучены сборы *"Microtus subterraneus"* (282 экз.) и *"Pitymys" tatricus* (7 экз.), хранящиеся в фондовых коллекциях зоологических музеев Киёвского (ЗМКиУ) и Московского (ЗММУ) университетов, Зоологического института АН СССР и Института зоологии АН УССР (ЗМИЗУ). Частично обработаны также коллекции Львовского Природоведческого Музея (ЛПМ) и зоологического музея Ужгородского университета (ЗМУжУ) — всего 10 экз. *"M. subterraneus"* cf. *tatricus*. Кроме того, переопределена часть (около 400 экз.) коллекции ЗММУ по *M. arvalis* из европейской части СССР, что позволило заметно пополнить материалы по морфологии и ареалогии кустарниковых полевок.

Изучены также рабочие коллекции отдельных исследователей и организаций: 11 экз. подземной полевки из Калининской обл. (А. В. Истомин), около 100 экз. этого же вида из Черкасской обл. (И. И. Важенина), 24 экз. из Киевской и Ивано-Франковской обл. (Л. Л. Гиренко, хранятся у автора), около 50 экз. татранской (топотипы) и столько же подземной полевок из Татр (Я. Зима), и рабочая коллекция автора.

В соответствии с порегиональной представленностью полевок в коллекциях, их номенклатурным статусом и кариологическими характеристиками весь исходный материал сгруппирован в 6 выборок (в скобках — ссылка на первоописание формы и первоописание ее кариотипа) *subterraneus* sensu lato:

1 — *transvolgensis* (2n=54?). Валдайская возвышенность: Калининская и Новгородская обл. (Шапев, Шапошников, 1958; Баскевич, 1987),

2 — *atratus* (2n=54). Беловежская Пуща: Брестская обл. и запад ПНР. (Stein, 1931; Meylan, 1970),

3 — *ukrainicus* (2n=52). Приднепровье: Киевская и Черкасская обл. (Виноградов, 1922; Загороднюк, 1988в),

4 — *transsylvanicus* (2n=52). Восточные Карпаты: Закарпатская и Ивано-Франковская обл. (Ehik, 1924; Raicu, Duma, 1971). *Terricola tatricus* sensu lato:

5 — *zykovi* (2n= —?), оттуда же. (Описывается здесь),

6 — *tatricus* (2n=32). Татры, Чехословакия. (Kratochvil, 1952; Matthey, 1964).

Для морфометрического исследования отбирались только целые черепа исключительно взрослых особей без разделения их по полу. Возраст животных определялся по степени скульптурированности и уплощенности крышки черепа. Рассмотрены и статистически проанализированы 3 промера тела и 17 — черепа. Промеры тела взяты из этикеточных данных, черепа измерялись штангенциркулем с точностью до 0,1 мм: L — длина тела и головы, Ca — длина хвоста, Pl — длина ступни задней конечности, CbL — кондилобазальная длина черепа (от среза межчелюстной кости), Zyg — скуловая ширина (по задним углам!), IOr — межглазничное сужение, HK (Bul) и BK (Bul) — соответственно наибольшие высота и ширина черепа в области слуховых барабанов, HK (Bas) — базальная высота черепа, BOc — затылочная ширина (по внешним краям мыщелков), HR — высота рострума (от альвеолы M^1), LBul и BBul — длина и ширина левого слухового барабана, IM^3 — полная длина верхнего зубного ряда (от межчелюстной кости спереди до альвеолы M^3), M^{1-3}—альвеолярная длина верхнего ряда коренных, Dia — длина диастемы верхней челюсти, LNas и BNas — длина и ширина носовых костей, LFI и BFI — длина и ширина резцовых передненебных) отверстий.

Для сравнения выборок по их метрическим характеристикам использован коэффициент дивергенции Майра как отношение разности средних арифметических к среднеквадратичному отклонению: $\bar{K}=(\bar{X}_1-\bar{X}_2)/\bar{S}_x$, где $\bar{S}_x=\sqrt{S_{x1}+S_{x2}}$. Конечной оценкой уровня дивергенции сравниваемых форм служило среднее по все промерам (без учета знаков!) значение K. Оценкой вклада каждого из признаков в различия между формами служило среднее значение K по данному промеру для данной серии сравнений.

Рассмотрена также изменчивость морфологии жевательной поверхности коренных зубов; прежде всего, учитывались признаки типа «слияние—отшнуровка» дентиновых полей M_1, M^2 и M^3.

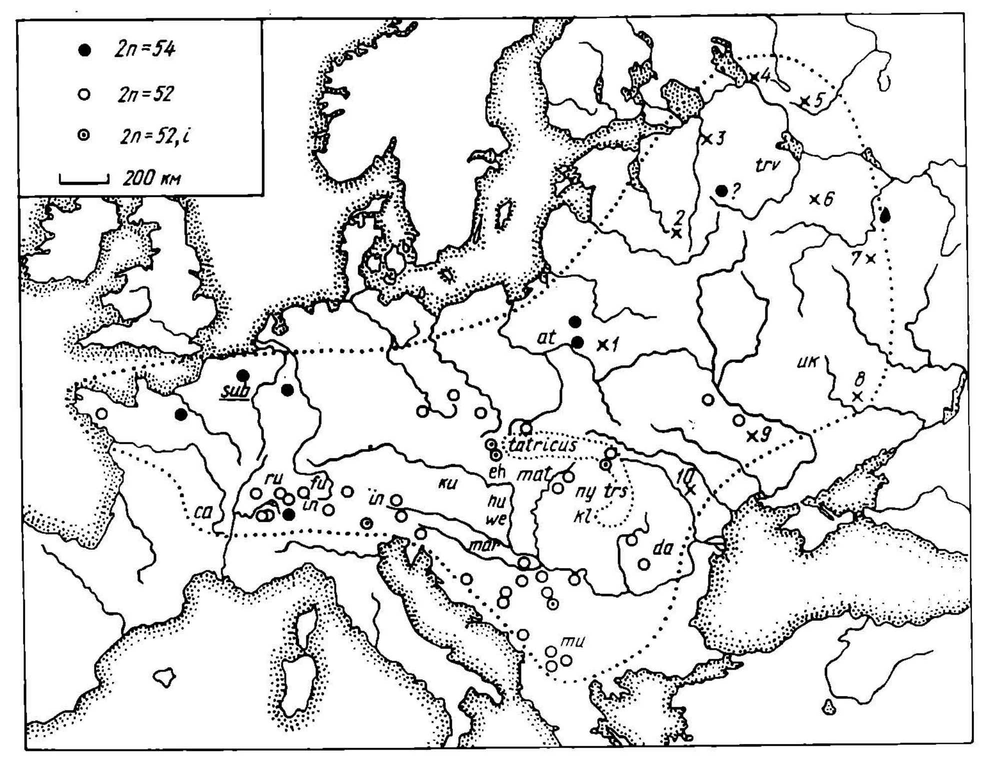


Рис. 1. Ареалы *T. subterraneus* s. l. и *T. tatricus* s. l., типовые локалитеты включаемых в *subterraneus* форм и места находок 52-х и 54-хромосомных подземных полевок. Крестиками обозначены крайние точки находок *T. subterraneus* (цифры — номера локалитетов в тексте). Типовые локалитеты обозначены первыми буквами латинских названий «подвидов» (см. «Номенклатура»).

Я благодарен сотрудникам Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР В. Н. Пескову и А. Е. Зыкову за неоценимую помощь при обработке музейных коллекций и О. А. Михалевичу за полезные консультации по статистической обработке данных. Я также признателен своим коллегам, предоставившим для обработки материалы.

Номенклатура. Отнесение кустарниковых полевок Европы к североамериканскому роду *Pitymys* отражает лишь традиции систематики, но не реальные их взаимоотношения (см. также Graf, 1982). Следуя недавно предложенной схеме систематических взаимоотношений *Pitymys* — подобных форм (Загороднюк, 1988в), старейшим пригодным для европейских форм названием следует признать *Terricola*. Указание на его преоккупацию (Miller, 1896) несправедливо, поскольку «Terricola Flemming, 1828» дано для обозначения группы надродового ранга (наземные моллюски) и поэтому не включено в Номенклатор (Я. И. Старобогатов, личн. сообщ.).

Род *TERRICOLA* Fatio, 1867 — кустарниковые полевки

1867 *Terricola Fatio* : *Arvicola subterraneus* Sélys-Longchamps et *Arvicola savii* Sel.-Long. Типом фиксирован первый вид (Lataste, 1883). **1876** *Micrurus* Major : *Arvicola nebrodensis* Mina-Palumbo (=*Arvicola savii* Sel.-Long). Nom. praeocc. non Ehrenberg, 1831 (Miller, 1896). **1919** *Arbusticola* Shidlovsky. *Microtus (Arbusticola) rubelianus* Shidl. (=*Microtus (Pitymys) majori* Thomas). **1974** *Meridiopitymys* Chaline: *Arvicola duodecimcostatus* Sel.-Long. **1978** *Parapitymys* Chaline: *Arvicola savii* Sel.-Long.

В Восточной Европе распространены представители номинативного подрода, объединяющего группы *«subterraneus»*, *«majori»* и *«multiplex»*. В наиболее полной сводке Ellerman et Morrison-Scott (1951) 39 (!) названий всех близких к *«subterraneus»* форм сведены в списки синонимов этого вида. Недавние цитогенетические подтверждения видовой самостоятельности по крайней мере 6—7 «подвидов», разделяемых ныне на три указанных группы, заставляют пересмотреть и ряд номенклатурных вопросов. Поскольку *T. subterraneus*, в понимаемом здесь объеме — политипический и хромосомно-полиморфный вид, представляет интерес сопоставить данные кариогеографии с географией всех включаемых в него форм. Уточнения современных названий их типовых местонахождений позволили составить приведенный ниже список, а на карте (рис. 1) эти местонахождения обозначены начальными буквами латинских названий форм.

Terricola subterraneus — подземная полевка

1836 *Arvicola subterraneus* Sélys-Longchamps. Бельгия, Льеж, Varemme. **1841** *Arvicola incertus* Sélys-Longchamps. Швейцария, кантон Ури, 50 км к Ю от Швиц, Лепонтинские Альпы, пер. Сен-Готтард, **1844** *Hypudaeus rufescente-fuscus* Schinz. Швейцария, Ури. (О дате — 1844, а не 1845 — см.: Малыгин, Яценко, 1986). **1845** *Hypudaeus rufofuscus* Schinz. Nom. nud. (Малыгин, Яценко, 1986). *Pitymys* inc. sed.? (Corbet, 1978: 108). **1900** *Arvicola agrestis fusca* Fatio. Швейцария (север), Grisons, Untervants. По Corbet, 1978.— *Pitymys* inc. sed. **1908** *Pitymys subterraneus capucinus* Miller. Франция (юго-восток), Ле-Пюи, к СЗ от Сент-Этьена, 1300 м. **1908** *Pitymys dacius* Miller. Румыния, подножье Карпат к СЗ от Бухареста, р. Прахова, Гагени. **1922** *Pitymys ukrainicus* Vinogradov* Украина, Харьковская обл., Готвальд. **1924** *Pitymys zimmermanni* Matschie. Восточная Германия, Майсен (к СЗ от Дрездена), окр. Munzig. Nom nud.? (Stein, 1931). **1924** *Pitymys transsylvanicus* Ehik. Румыния, Южные Карпаты, гора Фогараш, 2046 м (80 км В от Сибиу, 30 км Ю от Фэгараш). **1924** *Pitymys subterraneus wettsteini* Ehik. Венгрия, без локалитета. **1925** *Pitymys kupelwieseri* Wettstein. Австрия, Верхняя Австрия, Линц. **1926** *Pitymys dacius hungaricus* Ehik. Венгрия, Будапешт, Будафок. **1927** *Pity-*

* Возможно, годом описания следует считать 1921 г. На обложке издания указано: «...Том III ... вышел в свет в Декабре 1921 года. ...Петербург. Государственное издательство. 1922.»

mys ehiki Wettstein. Чехословакия, Моравия, Mahren, около Клобук (30 км ЮВ от Брно). **1927** *Pitymys incertoides* Wettstein. Австрия, Тироль, Gschnitztal. **1930** *Pitymys subterraneus matrensis* Ehik. Венгрия, горы Матра, 940—1000 м (70 км СВ от Будапешта). **1930** *Pitymys nyirensis* Ehik. Венгрия (северо-восток), Матесалька, равнина. **1931** *Pitymys subterraneus atratus* Stein. Польша, Тшебница (30 км к С от Вроцлава). **1935** *Pitymys nyirensis martinoi* Ehik. Югославия, Хорватия, Славонска-Пожега, Babje-gore. **1937** *Pitymys mustersi* V. et E. Martino. Югославия, Македония, Stirovice, гора Кораб, 1300 м (50 км к ЮЗ от Тетово). Nom praeocc. non Hinton, 1926. **1942** *Pitymys klozeli* Ehik. Румыния, юго-зап. макросклон Вост. Карпат, Келемен-горы, Dregus, альпика, (к Ю от Ватра-Дорней). **1955** *Pitymys dacius neuhäuseri* Martino et Paspalev. Болгария, горы Витоша (20 км к Ю от Софии). **1958** *Pitymys subterraneus transvolgensis* Schanev et Schaposchnikov. Россия, Калининская обл., Максатиха. **1959** *Microtus* (*Pitymys*) *dinaricus* Kretzoi. Nom. nov. pro *mustersi* V. et. E., Martino 1937.

О восточноевропейских формах. Большинство из них описано в период видодробительства и, прежде всего, благодаря исследованиям Дж. Эхика (3 вида и 4 подвида трех видов). Впрочем, можно допустить, что он имел дело с конгломератом *subterraneus* — *tatricus* — *multiplex*, что и могло вызывать сомнения в таксономической гомогенности материала. Однако анализ описанных им форм из Восточных и Южных Карпат (Венгрия, Румыния) показал, что ни одна из них не соответствует описаниям и размерным характеристикам *tatricus* (Flousck et al., 1985). Более того, по результатам сравнительно-морфологического исследования серийных материалов из Румынии и сопредельных территорий (Hammar et al., 1974), все номенклатурное разнообразие описанных Эхиком и его предшественниками форм можно свести не более чем к двум подвидам одного вида — горным *P. subterraneus transsylvanicus* и равнинным *P. s. dacius*.

Чехословацкие и польские популяции (описаны *ehiki*, *nyirensis*, *atratus*) современные авторы достаточно решительно относят к номинативному подвиду (Kratochvil, 1952; Wasilewski, 1960 и др.). Подвидовой статус наиболее восточных *transvolgensis* и *ukrainicus* до сих пор никем не оспаривался (как, впрочем, и специально не рассматривался). Предположение о видовой самостоятельности последней (Громов, Баранова, 1981), чего придерживался и сам автор описания (Виноградов, 1922), не получило своего подтверждения на кариологическом уровне (Загороднюк, 1988в). Высказанное в последней работе мнение о близости к *subterraneus* северо-кавказских *daghestanicus* требует дальнейшего обоснования, хотя уже сейчас ясно, что существующие между ними различия (по нашим данным, у дагестанской формы короче зубной ряд, уже буллы, имеется грудная пара сосков) могут отражать не более чем географические отличия. По крайней мере полиморфизм по 2m=4/6 выявлен у близких видов — *savii* s. l. и *thomasi* s. l., а приводимые для балканских *«majori»* такие признаки, как небольшая и негрибовидная головка параконида, слияния дентиновых полей на M^3, 2n=52 при NF=60 и 2m=6 (Petrov, Zivkovic, 1979; Storch, 1982 и др.) указывают на несомненную принадлежность этих полевок именно к группе *«subterraneus»*.

Многие из проанализированных выше «форм» не являются таксонами и их можно рассматривать лишь как номенклатурно закрепленные попытки создания «карты административно-территориального деления» вида. В большинстве случаев они теряют свой первоначальный смысл при привлечении серийных материалов и учете географической изменчивости.

Кариогеографические данные (см. рис. 1) свидетельствуют о том, что двум кариотипическим формам *subterraneus* можно придать по крайней мере ранг кариотипических рас, каждая из которых характеризуется собственным ареалом и генетической замкнутостью (пока что не выявлены гибриды в природе, а одна из маркерных хромосомных мутаций распространена только в пределах одной из них). Их картиро-

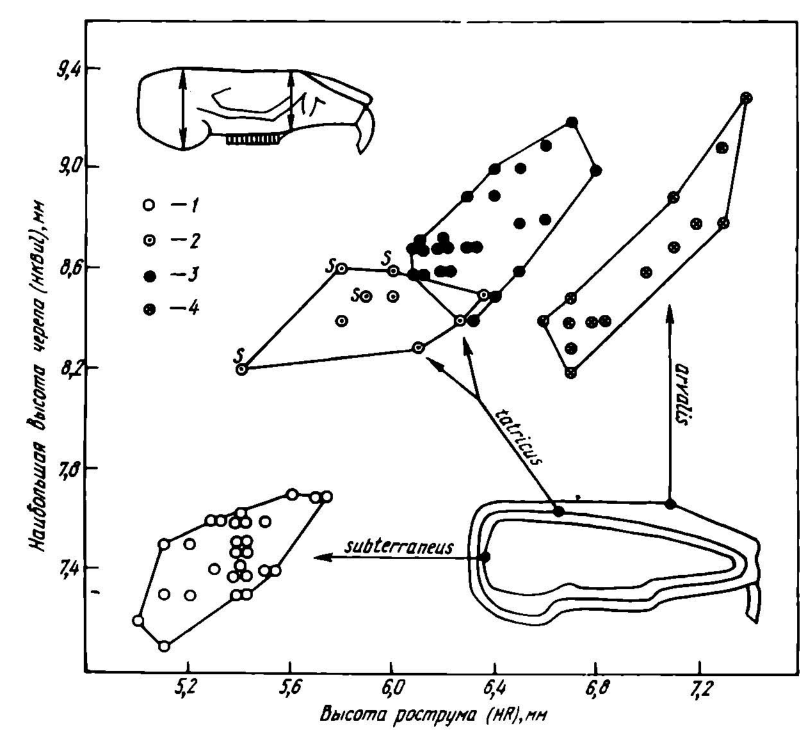


Рис. 2. Профиль черепа у трех видов полевок из восточных Карпат и номинативных *T. tatricus* из Татр — *T. subterraneus transsylvanicus* (1), *T. tatricus zykovi* (2), *T. tatricus* s. str. (3) и *M. arvalis levis* (4). Индексом "S" отмечены данные для полувзрослых экземпляров ("*subadultus*").

вание начато работой А. Мейлана (Meylan, 1970) и продолжено в ряде последующих публикаций, обобщенных в соответствующих обзорах (Niethammer, 1982 и др.). В Швейцарии, где обе расы симпатричны, находятся типовые местности четырех форм, названия которых являются наиболее ранними синонимами *T. subterraneus* (см. рис. 1). До проведения специального исследования южную, 52-хромосомную форму предварительно можно назвать *dacius*, оставив за северной формой (2n = 54) название *subterraneus* s. l.

Группа видов *«multiplex»*. Включает два вида — *multiplex* (с подвидами *multiplex, liechtensteini* и *bavaricus*) и *tatricus*. Предположение об обитании последнего в Восточных Карпатах (Громов, Поляков, 1977) недавно подтверждено фактически (Загороднюк, 1988б). Как было при этом отмечено, вычлененные из сборов подземных полевок заметно более крупные экземпляры *T.* cf. *tatricus* по ряду внешнеморфологических особенностей и черепных характеристик оказались отличными от номинативной формы татранской полевки. Здесь они описываются как представители отдельного подвида, своеобразие которого сочетается с его географической обособленностью.

Terricola tataricus — татарская полевка

1952 *Pitymys tatricus* Kratochvil. Чехословакия, Словакия, Высокие Татры, 1600 м, альпийские луга.

Terricola tatricus zykovi ssp. n. Тип.: ♀ ad № 6221 в кол. ЗМКУ, череп и шкурка в полной сохранности, Закарпатская обл., Раховский («Тячевский») р-н, р. Говерлянка, зап. склон горы Петрос (800—1200 м), 29.05.1963 г., В. Антонович leg. Паратипы — № 6220, 6222 в ЗМКУ, № 1496 и 1511 в ЗМУжУ, № 1768 в ЛПМ, № 80226 и 80228 в

ЗММУ, № 6629, 11290 и 11291 в ЗМИЗУ — все из различных участков западного макросклона массива Петрос—Говерла с высотами 750—1400 м. Название дано в честь моего коллеги териолога А. Е. Зыкова. Краткое описание и сравнение: типичный представитель рода, характеризующийся всеми присущими кустарниковым полевкам особенностями: маленькие глаза, слабо дифференцированный мех, редуцированное число сосков, слияние эмалевых петель в основании параконида M_1 и т. д. Размеры относительно крупные: длина тела — 93—110 мм, ступни — 16,0—17,0, черепа — 23,5—25,0, верхнего ряда коренных — 6,0—6,2 мм (см. табл. 1). От номинативной формы отличается прежде всего более ювенильным обликом и, соответственно, меньшими по сравнению с ней значениями ряда промеров тела и черепа (рис. 2, табл. 1). От симпатричных *subterraneus* отличается по целому комплексу промеров и пропорций тела и черепа, а также морфологии зубов и черепных швов (неперекрываемо большие длины лапки и черепа, высота и ширина черепа в области булл и т. д., M^3 обычно с полностью разделенными дентиновыми полями, межчелюстные кости не вклиниваются в лобные далее чем носовые). Распространение: Восточные Карпаты, массив Черногора (горы Говерла, Петрос, Менчул, Пожежевская и др.), верхняя часть лесного пояса на высотах 750—1400 м. Мезофильные густопокровные растительные ассоциации неморального типа по распадкам, вдоль ручьев, на полянах. На больших открытых местах (особенно щавельники) замещается подземной и темной полевками. Вероятно, к этой же форме следует относить описания *M.* cf. *tatricus* из гор Родна на севере Румынии (Flousek et al., 1985).

Распространение. За последние 50 лет «официальный» ареал *subterraneus* расширился от первоначально лишь Харьковской обл. (Виноградов, 1922), а потом и всей нестепной Украины (Огнев, 1950), до практически всей западной половины европейской части СССР (Турова-Морозова, 1959; Шварц, 1985). Подземная полевка — единственный столь широко распространенный вид кустарниковых полевок, приуроченный прежде всего к лесным массивам неморального облика — дубравам и т. п. Его проникновение на северо-восток также связано с подстиланием коренных бореальных сообществ (в частности, ельников) травянистыми ассоциациями неморального типа (Шварц, 1985). Ареал вида в СССР по данным зоомузеев на 1987 г. представлен в предшествующей работе (Загороднюк, 1988в). Новые данные, полученные прежде всего в результате переопределения коллекций *M. arvalis*, позволяют провести границу распространения вида значительно восточнее (рис. 1). Перечень этих мест выявления вида приводится ниже (номера локалитетов соответствуют указанным на рис. 1).

Данные по распространению татранской полевки крайне фрагментарны. Номинативная форма известна лишь из нескольких местонахождений недалеко от типовой местности — Татр и Западных Карпат (Kratochvil, 1952, Haitlinger, 1970 и др.), причем этот участок ареала, по всей видимости, изолирован от выявленного нами в Восточных Карпатах (Загороднюк, 1988б). На рис. 1 предполагаемый ареал вида показан сплошным участком без указания конкретных точек. Ниже приводится перечень локалитетов, из которых происходят типы описываемого в данной работе подвида.

Terricola tatricus zykovi *. (Все находки — в Раховском р-не Закарпатской обл. УССР, горный массив Черногора): 1 — окр. биостанции Львовского университета, «полонина Пожежевская» (ЗММУ); 2 — Гать-Балцатул (ЛПМ); 3 — с. Усть-Говерла, р. Говерлянка (=Бел. Поток) (ЗМУжУ); 4 — западный склон горы Петрос, р. Говерлянка (ЗМКУ); 5 — западный склон горы Говерла со стороны р. Говерлянка, уроч. «Брескул» (ЗМИЗУ); 6 — «с. Лазещина, уроч. Зубриенка» (?=ущ. р. Зубринка в р-не горы Синяк, Горганы, около 40 км Ю-З от Яремча) (ЗМИЗУ). *Terricola subterraneus* (см. рис. 1):

* В распоряжении автора имеется еще один экземпляр татранской полевки, переданный из экспозиции Украинской республиканской СЭС с этикеткой «Головчин, Свалявский окр., Закарпатская обл., 9.07.1950, Н. А. Полушина», без номера, определенный сборщиком как подземная полевка. Пос. Головчин ни в одном из атласов не найден.

1 — Гомельская обл., Беловежская Пуща (ЗММУ); 2 — Вел. Луки Псковской обл. (ЗММУ); 3 — Бокситогорский р-н (с. Шульгино) Ленинградской обл. (ЗММУ, ЗИН); 4 — Вытегорский р-н (р. Андома) Вологодской обл. (ЗММУ); 5 — Кубено-Озерский р-н (с. Писки) Вологодской обл. (ЗММУ); 6 — Загорск (ст. Каллистово, с. Подвязное) Московской обл. (ЗММУ); 7 — Шацкий р-н Рязанской обл. (Шапошников, 1976); 8 — Кременской р-н (Серебрянское лесничество) Ворошиловградской обл. (ЗМИЗУ); 9 — Знаменский р-н (уроч. «Черный лес») Кировоградской обл. (ЗМКУ); 10 — Страшенский р-н (Лозовский лес) Молдавской ССР (ЗММУ).

Изменчивость жевательной поверхности коренных зубов. Анализ накопленных к настоящему времени данных (Ангерманн, 1973; Kowalski, 1960; Wasilewski, 1960; Hammar et al., 1974; Kratochvil, 1970) показывает, что основным типом изменчивости зубов восточноевропейских *Terricola* наряду с изменениями сложности строения эмалевых складок являются слияния — разделения дентиновых полей. Широту и характер этой изменчивости отражают данные, представленные на рисунке (рис. 3). Для *T. subterraneus* характерна необычайно высокая изменчивость M^3, тогда как у *T. tatricus* набор выявляемых морфотипов представляет лишь один из крайних классов вариационной изменчивости первого вида, а именно: тенденция к разделению всех полей дентина при сохранении того же типа строения — *«typica»*. Кроме того у подземной полевки, особенно у карпатских *transsylvanicus* наряду с относительно простым строением M^3 (попарно слитые поля паракона с гипоконом и метакона с пяткой, «typica» с тенденцией к «symplex») наблюдается усложнение строения других моляров. Так, на M^2 нередко развивается небольшой дополнительный внутренний угол («agrestis» — тип), на M^2 и реже M^1 — усложнение передних поверхностей эмалевых петель («radnensis» — тип, до 20—25 %). Последнее характерно также для кавказских *Terricola rubelianus colchicus (=majori)* (Шидловский, 1919). Нередко встречается дважды усложненный параконид M_1 (*«maskii»* — тип, до 10 %), а само основание параконидного отдела иногда с хорошо выраженной тенденцией к разделению петель (*«arvalis»* — тип, до 5 %) (см. рис. 3).

Географические изменения строения M^3 у *T. subterraneus* проявляются в частоте разделения полей гипо- и паракона. По данным Р. Ангерманн (1973), у номинативной формы вида (Германия) поля разделены в 25 % случаев, в чехословацкой популяции (Татры, n=475) разделение полей отмечено в 12,6 % случаев (по данным из Kratochvil, 1970). У восточнокарпатских полевок значение практически то же (13 %, n=54), а у приднепровских *ukrainicus* лишь едва больше — 14 % (n=86). Наиболее простое строение M^3 у беловежских *atratus* — до 25 % особей с морфотипом *«symplex»*. У подземок из Карпат *(transsylvanicus)* этот морфотип не выявлен, а в выборке из Приднепровья его частота составила 10,5 %. Для всех рассмотренных форм характерен асимметричный 1,5-усложненный параконидный отдел M_1. У северных форм подземной полевки он более вытянут (*«gregalis»* — тип), у южных — нередко с тенденцией к образованию «трилистника». В отличие от *T. subterraneus* M_1 *T. tatricus* s. l. не только более крупные, но и относительно более широкие, причем кониды почти перпендикулярны оси зуба, тогда как у подземной полевки они часто заметно скошены.

Морфометрия и краниометрия. С той или иной степенью подробности метрические характеристики части рассматриваемых форм приведены в большинстве работ по сопредельным регионам (Kratochvil, 1970; Kowalski, 1960; Wasilewski, 1960; Hammar et al., 1974; Niethammer, 1982 и др.). К сожалению, во многих из них анализируются лишь наиболее общие и не всегда дифинитивные промеры тела и черепа.

Статистический анализ показал, что включаемые в *T. subterraneus* формы крайне слабо дифференцированы по метрическим признакам (табл. 1). Средний коэффициент дивергенции из всех пар сравнений со-

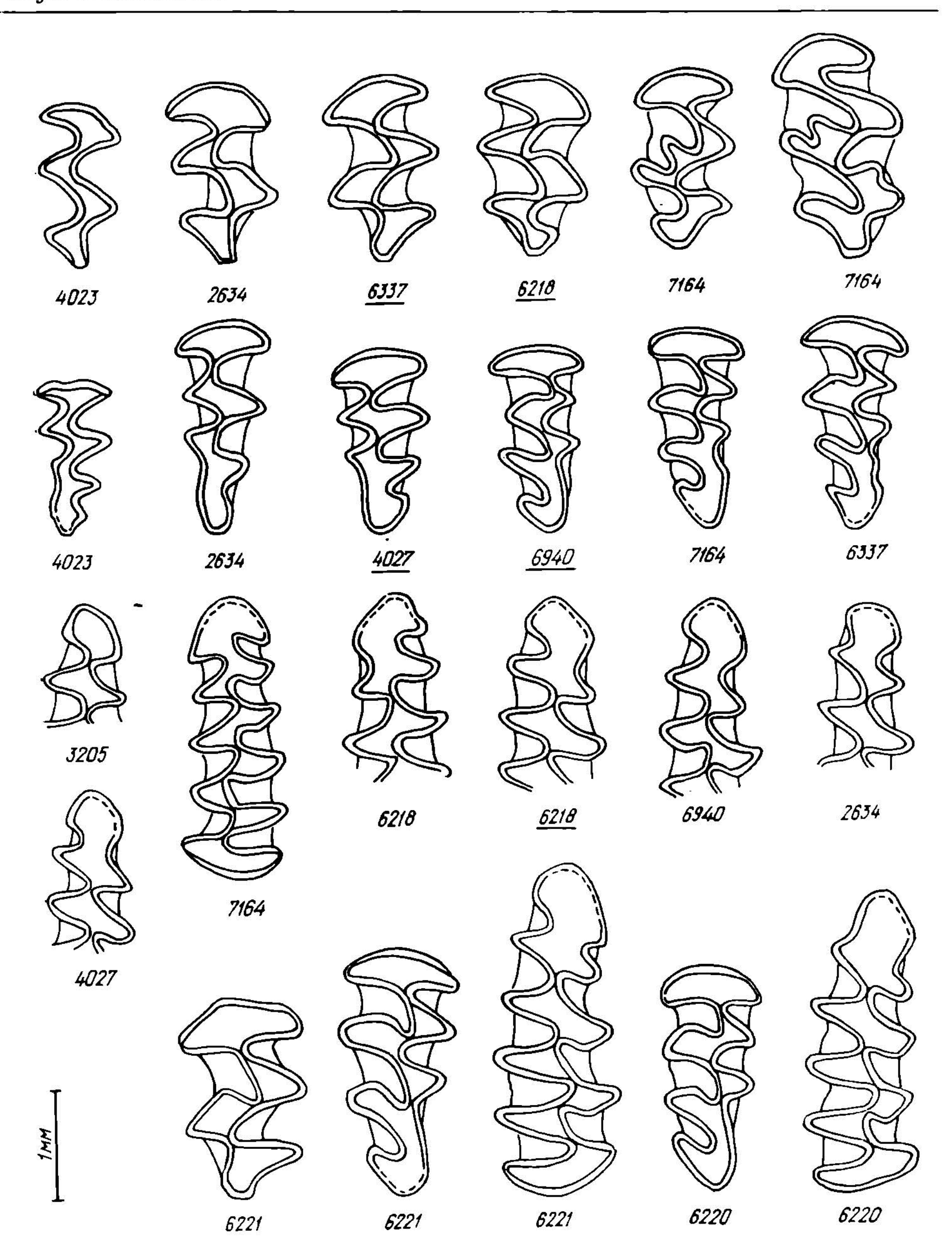


Рис. 3. Изменчивость морфологии жевательной поверхности коренных зубов *Terricola* из Карпат по материалам зоомузея Киевского университета. Цифры под рисунками — коллекционные номера полевок. Подчеркнуты номера экземпляров с наиболее характерными морфотипами. Верхний ряд — M^2 и M^1 (последний в ряду), второй ряд — M^3, третий ряд — M_1 подземных полевок. Нижний ряд (по порядку): M^2, M^3 и M_1 типового экземпляра и M^3 и M_1 паратипа *T. tatricus zykovi* ssp. n.

ставил K=0,43 (0,29—0,52; см. табл. 2). Подвиды *tatricus* заметно более различаются — K=0,77, а средняя дистанция при межвидовых сравнениях оказалась равной K=2,51 (1,82—3,12). Фенограмма сходства рассмотренных форм по абсолютным значениям промеров тела и черепа представлена на рисунке (рис. 4).

Следует отметить, что пара *tatricus* — *subterraneus* (а конкретнее: *zykovi* — *transsylvanicus*) по своим промерам и пропорциям поразитель-

Таблица 1. Метрические характеристики восточноевропейских Terricola (средние выборочные значения и среднеквадратичные отклонения) и вклад признаков в их дивергенцию

Промер	*subterraneus* sensu lato (1)			
	transvolgensis	*atratus*	*ukrainicus*	*transsylvanicus*
L	90,38±5,40	83,43±3,69	90,37±3,89	93,58±5,90
Ca	29,14±3,29	31,14±1,77	28,84±1,71	30,52±3,75
Pl	13,99±0,58	13,86±0,69	14,45±0,38	14,65±0,80
CbL	21,66±0,45	21,73±0,29	22,03±0,43	21,87±0,52
Zyg	12,93±0,28	12,88±0,22	12,96±0,39	12,90±0,39
IOr	3,69±0,12	3,83±0,16	3,92±0,09	3,71±0,17
HKBul	7,41±0,27	7,64±0,11	7,65±0,30	7,47±0,16
HKBas	6,01±0,29	6,04±0,17	6,17±0,27	6,01±0,22
BKBul	10,78±0,25	10,77±0,28	10,94±0,24	10,73±0,20
BOc	5,09±0,10	5,24±0,08	5,33±0,15	5,18±0,14
LBul	6,36±0,11	6,53±0,20	6,59±0,15	6,55±0,23
BBul	5,28±0,16	5,36±0,16	5,36±0,10	5,21±0,13
HR	5,36±0,15	5,43±0,12	5,60±0,20	5,36±0,18
IM^3	13,06±0,31	13,10±0,20	13,21±0,35	13,23±0,35
M$^{1-3}$	5,39±0,16	5,59±0,09	5,53±0,16	5,48±0,17
Dia	6,76±0,23	6,57±0,15	6,83±0,26	6,85±0,23
LNas	5,89±0,23	5,87±0,33	5,98±0,24	6,05±0,28
BNas	2,61±0,18	2,57±0,19	2,67±0,15	2,57±0,14
LFl	3,87±0,22	3,89±0,13	3,77±0,19	3,87±0,27
BFl	1,04±0,06	1,06±0,10	1,04±0,09	1,00±0,08
n	14	7	26	28

Промер	*tatricus* sensu lato (2)		Вклад в различия		
	zykovi	*tatricus* s. str.	внутри (1)	внутри (2)	между (1) и (2)
L	103,30±5,58	107,70±5,27	**0,78***	0,57	2,28
Ca	38,90±2,12	40,91±2,83	0,40	0,57	2,81
Pl	16,43±0,53	17,22±0,39	**0,53**	**1,20***	**3,47***
CbL	24,02±0,61	24,74±0,55	0,35	**0,88**	**3,59***
Zyg	14,02±0,29	14,63±0,42	0,10	**1,20***	**2,91**
IOr	4,02±0,22	4,07±0,10	**0,74***	0,21	1,27
HKBul	8,42±0,08	8,76±0,20	**0,50**	**1,58***	**4,27***
HKBas	6,68±0,19	6,89±0,24	0,25	0,69	2,28
BKBul	11,70±0,34	11,90±0,24	0,32	0,48	**2,68**
BOc	5,52±0,15	5,57±0,23	**0,78***	0,18	1,52
LBul	6,90±0,23	7,35±0,20	**0,53**	**1,48***	2,31
BBul	5,70±0,28	5,85±0,15	**0,46**	0,47	1,98
HR	6,04±0,28	6,34±0,21	**0,54**	**0,86**	**2,64**
IM^3	14,65±0,45	15,11±0,33	0,24	**0,82**	**3,59***
M$^{1-3}$	6,07±0,08	6,13±0,14	**0,54**	0,37	**3,31**
Dia	7,64±0,28	7,98±0,30	**0,52**	**0,83**	**2,93**
LNas	6,80±0,34	7,01±0,18	0,27	0,55	**2,63**
BNas	2,89±0,19	3,13±0,13	0,25	**1,04**	1,82
LFl	4,17±0,16	4,45±0,21	0,22	**1,06**	1,66
BFl	1,04±0,14	1,09±0,09	0,25	0,30	0,27
n	7	24	6	1	8

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения, превышающие среднее по столбцу ($K_i > \bar{K}$), и отмечены звездочкой значения $K_i > (\bar{K}+S_K)$.

но напоминает пару кавказских *colchicus* — *daghestanicus* (см. Шидловский, 1919). Параллелизмы ли это?

Наибольший вклад в различия между видами вносят такие промеры, как длина лапки, длина и высота черепа, наибольшая высота черепа и высота рострума, длины диастемы, зубного ряда и носовых костей

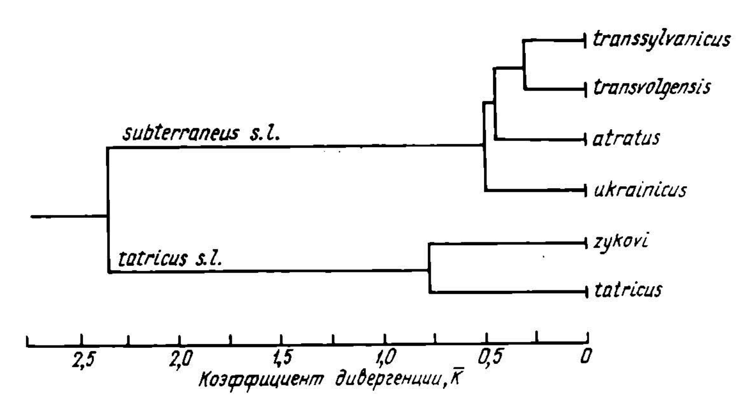


Рис. 4. Диаграмма сходства пяти восточноевропейских форм *Terricola* по метрическим характеристикам тела и черепа (см. табл. 2).

(см. табл. 1). Набор признаков, вносящих существенный вклад в различия между формами одного вида, примерно тот же. При этом четыре признака — Pl, HR, HK(Bul) и Dia — во всех случаях (внутри видов и между видами) вносят неизменно большой вклад в различия между формами, являясь по сути, дифференцирующими (в смысле Черных, 1986) признаками. Весьма примечателен тот факт, что коэффициенты дивергенции возрастают (практически по всем признакам, см. табл. 1) в ряду: «подвиды мелкого вида» — «подвиды крупного вида» — «отличия крупного вида от мелкого». Обе формы татранской полевки почти в два раза более дифференцированы морфометрически, чем географические формы подземной полевки. Эти факты свидетельствуют о продолжающемся филогенетическом росте *T. tatricus* и о фиксации в различных географических популяциях этого вида разных онтогенетических стадий роста и развития. При прочих равных условиях *T. subterraneus* выглядит как молодая *tatricus* и наоборот — татранская полевка напоминает заметно выросшую (с сохранением законов аллометрического подобия) подземную полевку. Из этого следует сделать вывод об относительной эволюционной молодости *T. tatricus* и древности *T. subterraneus*, что находится в соответствии с данными кариологии: соответственно, 2n=32 и 2n=52—(54).

Таблица 2. Коэффициенты дивергенции восточноевропейских форм кустарниковых полевок, рассчитанные на основании выборочных данных по 3 промерам тела и 17 промерам черепа

Таксон	*atratus*	*ukrainicus*	*transsylvanicus*	*zykovi*	*tatricus*
transvolgensis	0,43±0,09	0,52±0,10	0,29±0,05	2,18±0,21	3,09±0,24
atratus	—	0,47±0,07	0,43±0,09	2,37±0,29	3,12—0,29
ukrainicus	—	—	0,42±0,07	1,82±0,21	2,73±0,24
transsylvanicus	—	—	—	1,98±0,23	2,80±0,22
zykovi	—	—	—	—	0,77±0,09

Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae) // Проблемы эволюции. Т. 3.— Новосибирск : Наука, 1973.— С. 104—118.
Баскевич М. И. Изменчивость кариотипов некоторых форм кустарниковых полевок // V Съезд ВОГиС: Тез. докл. Т. 1.— М., 1987.— С. 25.
Виноградов Б. С. Нахождение в Южной России рода Pitymys McMurtrie // Изв. Петроград. стан. защ. раст. от вредителей.— 1922.— 3.— С. 7—10.
Громов И. М., Баранова Г. И. (ред.). Каталог млекопитающих СССР.— Л.: Наука, 1981.— 456 с.

Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae).— Л.: Наука, 1977.— 504 с.— (Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 3. Вып. 8).
Емельянов И. Г., Загороднюк И. В., Золотухина С. И. Эколого-систематический обзор хомяковых (Cricetidae, Rodentia) фауны Украины.— Киев, 1987.— 18 с.— (Препр./ Ин-т зоол. АН УССР; № 6).
Загороднюк И. В. Таксономический статус и распространение подземных полевок Европейской части СССР (Microtus, Cricetidae) // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 1.— Свердловск, 1988а.— С. 27—28.
Загороднюк И. В. Pitymys tatricus (Rodentia) — новый вид в фауне СССР // Вестн. зоологии.— 1988б.— № 3.— С. 54.
Загороднюк И. В. Кариотип, систематическое положение и таксономический статус Pitymys ukrainicus (Rodentia) // Там же — 1988в.— № 4.— С. 50—55.
Малыгин В. М., Яценко В. Н. Номенклатура видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн.— 1986.— **65**, вып. 4.— С. 579—591.
Огнев С. И. Подсемейство Microtinae. Полевки.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950.— 706 с.— (Звери СССР и прилежащих стран; Т. 7).
Турова-Морозова Л. Г. О распространении подземной полевки (*Pitymys* subterraneus De Sel.-Long) в европейской части СССР // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки.— 1959.— № 3.— С. 73—75.
Шанев В. Д., Шапошников Л. В. Подземная полевка (Pitymys subterraneus Sel.-Long.) в Калининской области // Бюл. МОИП (Калининское отд-ние). Отд-ние биол.— 1958.— Вып. 1.— С. 15—28.
Шапошников Л. В. Итоги эколого-фаунистических исследований кафедры зоологии РГПИ с 1964 по 1974 гг. на территории Рязанской области // Докл. МОИП (I полугодие 1974). Зоол. и бот.— 1976.— С. 114—115.
Шварц Е. А. О распространении и биологии европейской подземной полевки на севере ареала // Бюл. МОИП. Отд-ние биол.— 1985.— **90**, вып. 3.— С. 25—31.
Шидловский М. В. Материалы к фауне грызунов Закавказья. Часть I. Полевки. Вып. 1. Подрод Arbusticola // Работы земской опыт. станц. по борьбе с грызунами в Закавказье.— Тифлис: Типогр. Грузин. правит-ва, 1919.— С. 1—26.
Черных В. В. Проблема целостности высших таксонов.— М.: Наука, 1986.— 144 с.
Corbet G. B. The mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review.— London; Ithaca: Univ. Press, 1978.— 314 p.
Ehik G. A new vole from Hungary and an interesting bat new to the Hungarian fauna // Ann. Mus. Nat. Hung.— 1924.— **21**.— P. 159—162.
Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S. Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946.— London: Tonbridge printers Ltd., 1951.— 810 p.— (Brit. Mus. Nat. Hist.).
*Flousek J., Flouskova Z., **Tomašova K.*** To the knowledge of small mammals (Insectivora, Rondentia) in the Rodnei Mts. (Rumania) // Vést. čs. společ. zool.— 1985.— **49**.— P. 6—17.
Graf J.-D. Genetique biochemique, zoogeographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) // Rev. Suisse Zool.— 1982.— **89**, N 3.— S. 749—787.
Haitlinger R. Pitymys McMurtrie, 1831, from the Beskid Ziwiecki and the Sudetes // Acta Theriol.— 1970.— **15**, fasc. 23.— p. 365—370.
Hammar M., Simionescu V., Sutova M., Ghizelea G. New data on the systematics and distribution of the genus Pitymys McMurtrie, 1831, in Rumania // Symp. Theriol. II (Brno).— Brno, 1974.— P. 313—335.
Kowalski K. Pitymys McMurtrie (Microtidae, Rodentia) in the Northern Carpathians // Acta Theriol.— 1960.— **4**, fasc. 6.— P. 81—91.
Kratochvil J. Hrabosi rodu Pitymys McMurtrie v Československu // Prace Morav. Akad. ved Přir.— 1952.— **24**, N 8.— P. 155—194.
Kratochvil J. Pitymys-Arten aus der Hohen Tatra (Mam., Rodentia) // Acta Sci. Nat. Brno.— 1970.— **4**, N 12.— 64 S.
Lataste F. Historique de la classification des Campagnols // Le Naturaliste.— 1883.— N 1.— P. 323—324, 332—334, 342—343, 347—349.
Matthey R. La formulae chromosemique et la position systematique de Pitymys tatricus Kratochvil (Rodentia—Microtinae) // Z. Säugetierk.— 1964.— **29**.— P. 235—242.
Meylan A. Caryotypes et distribution de quelques Pitymys européens (Mammalia, Rodentia) // Rev. Suisse Zool.— 1970.— **77**, N 3.— P. 562—575.
Miller G. S. Genera and subgenera of voles and lemmings.— Washington: Government Printing Office, 1896.— 84 p.— (North Amer. Fauna, N 12).
Niethammer J. Microtus subterraneus (de Sélys-Longchamps, 1836) — Kurzohrmaus // Niethammer J., Krapp F. Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 2/1: Nagetiere II.— Wiesbaden: Akad. Verlag., 1982.— S. 397—418.
Petrov B., Zivkovic S. Present knowledge on the systematics and distribution of Pitymys (Rodentia, Mammalia) in Yugoslavia // Biosistematica (Beograd).— 1979.— **5**.— P. 113—125.
Raicu P., Duma D. Chromosome complement and systematic position of a romanian species of the genus Pitymys // Rev. roum. biol. Ser. zool.— 1971.— **16**, N 5.— p. 347—350.
Stein G. Beiträge zur Kenntnis einiger mitteleuropäischer Säuger // Mitt. Zool. Mus. Berlin.— 1931.— **17**, H. 3.— S. 273—298.

Storch G. Microtus majori Thomas, 1906 // Niethammer J., Krapp F. Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 2/1: Nagetiere II.— Wiesbaden: Akad. Verlag., 1982.— S. 451—462.
Wasilewski W. Angaben zur Biologie und Morphologie der Kurzohrmaus, Pitymys subterraneus (de Sélys-Longchamps 1835) // Acta Theriol.— 1960.— 4, fasc. 12.— P. 185—247.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 10.12.87

Taxonomy, Distribution and Morphological Variation of the Terricola Voles in East Europe. Zagorodnyuk I. V.— Vestn. zool., 1989, No. 5.— A taxonomic revision of the East European *"Pitymys subterraneus"* s. l. The oldest available generic name is shown to be *Terricola* Fatio, 1867; a comprehensive synonymy. Specific distinctness of 2n=52 (form *dacius*) and 2n=54 (form *subterraneus*) is suggested on the basis of their geographic occurrence analysis. Extremely low degree of morphological divergence in geographic populations of T. subterraneus is established. Statistical analysis of the body and scull measurements, as well as the data on molar morphotypic variability, allowed recognizing within sample from E. Carpathians of two taxa — *T. subterraneus transsylvanicus* Ehik and *T. tatricus zykovi* ssp. n. Re-determination of the museum and author's samples of *M. arvalis* and *T. subterraneus* suggest wider occurrence of the two species than it was accepted up-to-now. A list of all marginal localities is a ground to outline the range of two species within USSR.

УДК 569.323.4(477.74)

В. А. Несин, А. Ф. Скорик

ПЕРВАЯ НАХОДКА ПОЛЕВКИ РОДА DINAROMYS (MICROTINAE, RODENTIA) В СССР

Ископаемые остатки полевок рода *Dinaromys* до настоящего времени были известны из отложений среднего—позднего плейстоцена северного Средиземноморья. Ареал рода ограничен Карпатами, Балканами и северными областями Италии. Рецентный представитель рода — *D. bogdanovi* V. et. E. Martino распространен на Балканах в горной системе Динарид (Громов, Поляков, 1977). В пределах Восточной Европы находки остатков полевок до настоящего времени не были известны. В составе фауны тилигульского разреза найдена нижняя челюсть с признаками, позволяющими отнести ее к новому виду рода балканских горных полевок.

MICROTINAE COPE, 1891

DINAROMYS KRETZOI, 1955

Dinaromys topachevskii Nesin et Scorik, sp. n.*

Голотип. Фрагмент нижней челюсти с полным рядом коренных зубов, № 33—343. Хут. Морской (тилигульский разрез), Березанского р-на, Николаевской обл. УССР. Коллекция Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (Киев). Геологический возраст — древний эоплейстоцен, раннетаманское время.

Диагноз. M_1 с первично усложненным параконидным отделом. Призматическая складка отсутствует, вершина параконида заострена. Треугольники параконидного отдела широко слиты между собой и в меньшей мере с передней петлей. Передняя петля округлой формы без следов вторичного усложнения. Цемент во входящих складках имеется. Длина M_1 — 2,7 мм; M_{1-3} — 6,05 мм.

Описание (рисунок). Наиболее мелкий из известных вымерших представителей рода. Длина нижнего ряда коренных по жевательной поверхности — 6,05 мм. Длина и ширина M_1 — 2,7; 1,15, M_2 — 1,7; 1,0, M_3 — 1,7; 0,85 мм. Длина параконидного отдела составляет 50,8 % длины зуба. Основные треугольники M_1 разделены почти полностью, слия-

* Вид назван именем чл.-корр. В. А. Топачевского.